Jb. nass. Ver. Naturk.	103	S. 177—185	3 Abb.	1 Tafel	Wiesbaden 1976

Die Wasser-Schwertlilie *(Iris pseudacorus)* und ihre wichtigsten Blütengäste: Hummeln *(Bombus)* und Schnabelfliegen *(Rhingia)* — ein Beitrag zur Blütenökologie —

Von GEORG EBERLE, Lübeck

Mit 3 Abbildungen und einer Tafel

I. Ein blütenbiologisches Problem

In seinem „Grundriß der Blütenbiologie" macht PAUL KNUTH (1894) auf das Vorkommen von zwei verschiedenen Blütenformen bei unserer Wasser-Schwertlilie *(Iris pseudacorus)* aufmerksam, „von denen die eine ... durch Hummeln, die andere ... durch Schwebfliegen (besonders *Rhingia rostrata*) befruchtet wird". Als Merkmal der ersten dieser beiden Blütenformen nennt der Autor einen Abstand von 6—10 mm zwischen den petaloiden Griffelästen und den diesen gegenüberstehenden äußeren Blättern der Blütenhülle, während bei der zweiten „die Griffelblätter dicht über den äußeren Perigonblättern liegen".

Ausführlicher geht P. KNUTH in seinem „Handbuch der Blütenbiologie" (1899) auf diesen Gegenstand ein und unterscheidet nun „2 blütenbiologische Rassen", eine an die Bestäubung durch Hummeln angepaßte „f. *bombophila* Knuth" mit weitröhrigen und eine an die Bestäubung durch die Schnabelfliege *(Rhingia rostrata)* angepaßte „f. *syrphophila* Knuth" mit engröhrigen Lippenapparaten. Bei einem mittleren Abstand zwischen Perigonblatt und Griffelast würden bei der „f. *intermedia* Knuth" Hummeln und Schnabelfliegen zwar die Blüten besuchen aber keine Bestäubung bewirken, da die Besucher entweder zu klein (Schnabelfliegen) oder zu groß (Hummeln) für sie seien; deshalb sei diese Blütenform nur selten zu beobachten.

O. v. KIRCHNER (1911) bespricht im Anschluß an weitröhrige Immenblumen auch die Blüte der Wasser-Schwertlilie und weist hierbei auf die von P. KNUTH bezeichneten Blütenformen und ihre speziellen Bestäuber hin. „Es liegt hier einer der wenigen bekannten Fälle von ‚Dientomophilie' vor, d. h. eben die Erscheinung, daß zwei Formen derselben Spezies sich in ihrer Bestäubungseinrichtung zwei verschiedenen Kreisen von besuchenden Insekten angepaßt haben". Im Schrifttum finden sich hierauf bis in die jüngste Zeit mehrfach Hinweise.

II. Blütengast Schnabelfliege *(Rhingia)*

Wiederholte frühsommerliche Aufenthalte in den wasserreichen Wümme-Wiesen bei Fischerhude (Bez. Bremen) gaben mir seit 1970 Gelegenheit, mich mit dieser Dientomophilie der Wasser-Schwertlilie eingehender zu befassen. An den dortigen Flußufern und Wiesengräben ist *Iris pseudacorus* eine häufige Pflanze. Hier waren nicht nur einige Hummel-*(Bombus-)*Arten häufige Blütengäste sondern, wie sich bald zeigte, auch Schnabelfliegen *(Rhingia)*. Die dort ebenso wie an der Lahn bei Wetzlar und in Sumpfgebieten bei Lübeck an Wasserschwertlilien-Blüten beobachteten Schnabelfliegen gehörten aber, wie immer wieder durchgeführte Netzfänge zeigten, nicht zu der nach den Angaben des Schrifttums erwarteten Rotleibigen Schnabelfliege (*Rhingia rostrata* Linné) sondern stets zur Feld-Schnabelfliege (*Rh. campestris* Meigen). Die gerade in Verbindung mit der Wasser-Schwertlilie des öfteren genannte *Rh. rostrata* erhielt ich erst ganz zuletzt an zwei Fundplätzen im Simonswälder Tal (Schwarzwald), wo sie Ende August/Anfang September 1975 z. T. zusammen mit *Rh. campestris* an Waldrändern die Blüten von Ruprechtskraut *(Geranium robertianum)*, Hohlzahn *(Galeopsis tetrahit)*, Salbeigamander *(Teucrium scorodonia)* und Berg-Weidenröschen *(Epilobium montanum)* besuchte. Nach P. SACK (1930) findet sich diese Art „in der Nähe von Nadelwäldern auf Scabiosen, an feuchten Hängen auf Blüten und Blättern. Besonders häufig im Mittelgebirge auf *Geum rivale* und *Ballota nigra* im Taunus, Schwarzwald und Harz, in Thüringen und Pommern". Auf ein Vorkommen auf Blüten der Wasser-Schwertlilie wird hier nicht hingewiesen. Übrigens führt H. MÜLLER in seinem inhaltreichen Werk „Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben" (1881) auch nur *Rh. campestris* in seinen ausführlichen Listen auf, und E. LINDNER & B. MANNHEIMS (1956) nennen ebenfalls nur diese Art in der Ausbeute ihrer Fänge in der montanen und subalpinen Region (1800—2500 m) Tirols.

Wie die Hummeln gehören auch die Schnabelfliegen mit Rüssellängen bis zu 11 (12) mm zu den blütentüchtigsten Insekten. So sind sie auch gleichermaßen in der Lage, den am Grunde der Schwertlilien-Blütenröhre nur durch 6, jeweils zu zweien am Grund der 3 Staubfäden befindlichen Saftlöchern schwierig erreichbaren Nektarbehälter auszubeuten, und man kann beide, Hummeln und Schnabelfliegen, immer wieder als gleichzeitige Gäste auf Schwertlilien-Blüten nicht nur der gelben von *Iris pseudacorus* sondern auch auf den blauen der in Gärten gezogenen Sibirischen Schwertlilie (*I. sibirica*) sehen (GG. EBERLE 1976).

III. Der eigenartige Bau der Wasserschwertlilien-Blüte

Schwertlilien-Blüten sind gegenüber den Blüten anderer Lilienblütigen (Liliiflorae) hochspezialisiert. Es sind zwei Besonderheiten, durch die sie ihr von anderen Lilienblüten stark abweichendes Aussehen erhalten. Zu den

beiden dreigliedrigen Kreisen der untereinander sehr verschieden gestalteten äußeren und inneren Blütenhüll- oder Perigonblätter tritt ein dritter Kreis gefärbter, blumenblattartig ausgebildeter Organe hinzu, der der drei Griffeläste (Abb. 3, mittlere Blüte). Abweichend vom Grundplan der Liliifloren-Blüte ist die Zahl der Staubblätter, die auf drei reduziert sind, wobei deren Staubbeutel (Antheren) nicht wie bei den Blüten der Liliengewächse (Liliaceae, z. B. Tulpe) und der Narzissengewächse (Amaryllidaceae, z. B. Schneeglöckchen) nach innen sondern nach außen gewendet (extrors) sind (Fig. 1f). Da sich jeweils einer der 3 nach außen gekrümmten Griffeläste über das ihm gegenüber stehende Staubblatt legt und dieses mit seiner Wölbung überdeckt (Fig. 1b), entstehen nun gleichsam drei vollständig ausgerüstete röhrenförmige oder lippige Teilblüten (W. TROLL, 1928) (Fig. 1b, g und Abb. 3, rechte Blüte). Ohne daß zu dem Grundbestand der Blütenteile, wie ihn noch die des Krokus, auch eines Schwertlilien-Gewächses (Iridaceae), zeigt, etwas hinzugekommen wäre, ist also der dreilippige Blütenapparat der Schwertlilienblüte entstanden! Ihre Besucher kriechen in den von dem äußeren Perigonblatt und dem darüberneigenden blütenblattartigen Griffelast gebildeten Schlund hinein und beladen sich auf dem Weg zum Nektarbehälter aus der unter dem Griffelast stehenden Anthere mit Blütenstaub, den sie beim Einschlüpfen in eine andere Teilblüte an deren Narbe abstreifen.

IV. Der Ablauf des Blühvorgangs bei der Wasser-Schwertlilie

In der ersten Junidekade 1975 begann an den Wasserarmen der Wümme und den Gräben der Wiesengebiete bei Fischerhude das Aufblühen der Blüten der Wasser-Schwertlilie. Ein vielstengeliger Stock öffnete am 13. Juni, 8.30 Uhr, fünf Blüten, die mit bunten Fäden markiert wurden. Bei steil aufgerichteten Griffelästen hatten bei drei Blüten die Öffnungen ihrer dreifachen Lippenapparate (Teilblüten) Schlundweiten zwischen den äußeren Perigonblättern und den petaloiden Griffelschenkeln (Fig. 1a und b) von 18 mm, 17 mm, 17 mm bzw. 15 mm, 15 mm, 16 mm bzw. 20 mm, 19 mm, 19 mm. Um 11.50 Uhr waren die drei Griffeläste herabgebogen, die Schlundweiten der Teilblüten maßen jetzt nur noch 10 mm, 10 mm, 12 mm bzw. 15 mm, 15 mm, 13 mm bzw. 10 mm, 11 mm, 12 mm. Am folgenden Tag 9.00 Uhr waren die Eingänge der Teilblüten-Röhren noch stärker verengt (Fig. 1c und d), ihre Schlundweiten betrugen nur noch 5 mm, 5 mm, 8 mm bzw. 5 mm, 5 mm, 5 mm bzw. 6 mm, 5 mm, 5 mm.

Diese Veränderungen an den Lippenapparaten der Schwertlilienblüten sind Teile der während des Blühvorgangs (Anthese) sich abspielenden Entfaltungs- und Wachstumsbewegungen. In der spitz-kegelförmigen Blütenknospe (Abb. 2 rechts und in der Mitte) stehen alle Blütenteile senkrecht und dicht gedrängt nebeneinander (Fig. 1e und f). Mit dem Auseinanderweichen der Teile bei beginnender Anthese finden, teils durch



Abb. 1



Abb. 2

Abb. 1. Wasser-Schwertlilie *(Iris pseudacorus)*, oben eine weitröhrige, in der Mitte und unten eine engröhrige Blüte; $^1/_5$ nat. Gr. — Aufn. Verf., Insel Upalten (Mauersee), 14. Juni 1936.

Abb. 2. Wasser-Schwertlilie *(Iris pseudacorus)*, im gleichen Stock links mehrere engröhrige Blüten, rechts eine weitröhrige Blüte; in der Blüte am weitesten links eine durch ? Hummelbesuch aufgebrochene Teilblüte; $^1/_3$ nat. Gr. — Aufn. Verf., Mühlenfließ bei Friedland (Alle), 10. Juni 1938.

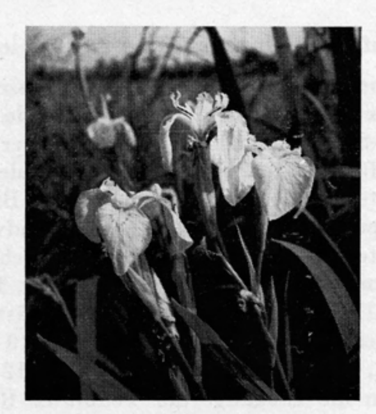
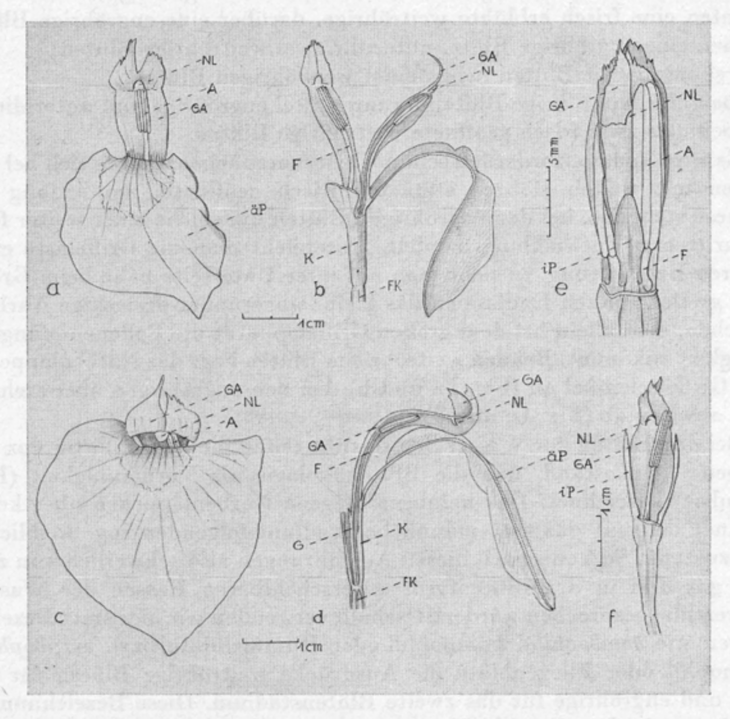


Abb. 3. Wasser-Schwertlilie *(Iris pseudacorus)*, im gleichen Stock zwischen 2 engröhrigen Blüten eine weitröhrige Blüte; $^1/_4$ nat. Gr. — Wümme bei Fischerhude, 21. Juni 1970.

Wachstumsvorgänge, teils durch Gewebespannungen bewirkt, die über 2 bis 3 Tage anhaltenden Lageveränderungen statt, die ihren Abschluß mit dem für das Abblühen von Schwertlilienblüten kennzeichnenden Zerfließen der zarten Blütenteile finden (Abb. 2 und 3). Am größten ist die Lage-

änderung bei den äußeren (großen) Blütenhüllblättern, die sich in einem stattlichen Bogen nach rück- und abwärts krümmen (Abb. 1 und Fig. 1b). Fast unverändert aufrecht bleiben dagegen in ihrer Stellung die inneren (kleinen) Perigonblätter (Fig. 1e, f und Abb. 3, Blüte rechts und in der Mitte). Am längsten, d. h. während fast der gesamten Blühdauer, halten die



Taf. 1. Wasser-Schwertlilie *(Iris pseudacorus)*: a weitröhrige Teilblüte im sog. männlichen Zustand von vorn, b desgl. im Längsschnitt; c engröhrige Teilblüte im sog. weiblichen Stadium von vorn, d desgl. im Längsschnitt; e und f innere Blütenteile aus jüngerer und älterer Knospe freigelegt. — A Anthere, F Filament, FK Fruchtknoten, G Griffel, GA Griffelast, K Kronröhre, NL Narbenläppchen, äP äußeres, iP inneres Perigonblatt. — Urzeichn. Verf., 1975.

Krümmungsbewegungen bei den Griffelästen und den diesen von unten her anliegenden, am Grund der äußeren Perigonblätter ansitzenden Staubblättern an.

Achtet man nun bei einem Wasserschwertlilien-Bestand genauer auf den Blühzustand und die diesem entsprechenden Formen der Blüten, so wird folgendes auffallen und nach dem vorstehend Ausgeführten verständ-

lich sein. Bei jedem reich- und vollblühenden Stock werden wir sowohl Blüten mit weitröhrigen als auch mit engröhrigen Lippenapparaten finden, ja beide Formen auf dem gleichen Stengel, also in derselben Infloreszenz (Abb. 1—3). So notierte ich auch z. B. bei Fischerhude 1974 in Blütenständen der *Iris pseudacorus* folgendes:

1. zuoberst eine weitröhrige Blüte, darunter eine engröhrige;
2. unten eine frisch erblühte weitröhrige, darüber eine engröhrige Blüte;
3. oben eine engröhrige Blüte, unter ihr zwei weitröhrige Blüten;
4. drei engröhrige Blüten neben einer weitröhrigen Blüte;
5. oben eine weitröhrige Blüte, darunter zwei engröhrige und unter diesen nochmals zwei frisch geöffnete weitröhrige Blüten.

Es wird kaum erforderlich sein noch hervorzuheben, daß es sich bei den Blüten mit weiten Röhren stets um frisch geöffnete, am Anfang der Anthese stehende, bei den engröhrigen Blüten um solche einer weiter fortgeschrittenen Entwicklung handelt. Unterzieht man die Griffeläste einer näheren Betrachtung, so sieht man auf ihrer Unterseite nahe beim Grund ihrer großen spitzen Endlappen das kleine abgerundet-dreieckige Narbenläppchen, dem allein bei dem großen Griffelapparat die Pollenempfängnis-Fähigkeit zukommt. Bei den weitröhrigen Blüten liegt das Narbenläppchen dem Griffelschenkel an (Fig. 1a und b), bei den engröhrigen aber steht es nach abwärts ab (Fig. 1c und d).

Bei den Blüten der Wasser-Schwertlilie reifen die Staubblätter vor den Narben, ein Zustand, den die Blütenökologie als Vormännigkeit (Proterandrie) bezeichnet. Das herabgeschlagene Narbenläppchen aber kennzeichnet den auf das sog. männliche Stadium folgenden sog. weiblichen Blühzustand. So kann nach diesen Ausführungen also schwerlich von zwei oder gar drei in der Blütenform unterscheidbaren Rassen der Wasser-Schwertlilie gesprochen werden. Deshalb verwenden wir hier statt Bezeichnungen wie *bombophila*, bombophil oder Hummelblüte bzw. *syrphophila*, syrphophil oder Fliegenblüte die Ausdrücke weitröhrige Blüten für das erste und engröhrige für das zweite Blütenstadium. Diese Bezeichnungen beziehen sich also allein auf die gestaltlichen Verhältnisse bei den Blüten der *Iris pseudacorus* während der Anthese und vermeiden jede systematische (taxonomische) Wertung oder auch eine, wie sich noch zeigen wird, nicht zutreffende ökologische Deutung.

Wie rasch sich diese Veränderung von der frisch geöffneten weitröhrigen Blüte zur fortgeschrittenen engröhrigen abspielen, mögen noch folgende Beispiele belegen:

		Blüte 1	Blüte 2
14. VI. 1975,	12.00 Uhr	13 mm, 13 mm, 13 mm	15 mm, 14 mm, 14 mm
	19.30 Uhr	7 mm, 7 mm, 8 mm	10 mm, 9 mm, 9 mm
15. VI. 1975,	7.00 Uhr	6 mm, 6 mm, 7 mm	7 mm, 7 mm, 6 mm
	13.00 Uhr	2 mm, 2 mm, 4 mm	2 mm, 3 mm, 3 mm

Auch an abgeschnittenen, in Wasser eingestellten Stengeln von *Iris pseudacorus* sind die Entfaltungsvorgänge gut zu zeigen:

	Blüte 1	Blüte 2
12. VI. 1975, 16.30 Uhr	12 mm, 11 mm, 10 mm	14 mm, 14 mm, 15 mm
21.00 Uhr	7 mm, 8 mm, 9 mm	8 mm, 8 mm, 7 mm
13. VI. 1975, 6.00 Uhr	5 mm, 6 mm, 4 mm	5 mm, 4 mm, 6 mm
18.00 Uhr	0 mm, 0 mm, 2 mm	3 mm, 2 mm, 3 mm

Noch unverändert den Griffelästen anliegende Narbenläppchen wurden bei folgenden Weiten der Teilblüten-Röhren der Wasser-Schwertlilie notiert: von 20 mm, 19 mm, 19 mm oder 18 mm, 17 mm, 17 mm oder 15 mm, 16 mm, 16 mm der frisch geöffneten Blüte abwärts bis 10 mm, 10 mm, 9 mm bzw. 7 mm, 9 mm, 8 mm bzw. 8 mm, 8 mm, 7 mm bzw. 7 mm, 7 mm, 7 mm oder 5 mm, 7 mm, 6 mm. Bei geringeren Weiten der Blütenröhren waren die Narbenläppchen stets herabgeschlagen, so bei 6 mm, 6 mm, 5 mm bzw. 6 mm, 2 mm, 3 mm bzw. 5 mm, 5 mm, 8 mm bzw. 5 mm, 6 mm, 2 mm und bei allen noch geringeren Abständen zwischen äußerem Perigonblatt und Griffelast. Hieraus ergibt sich ein genauer faßbares Merkmal, wo etwa die Grenze zwischen Weitröhrigkeit und Engröhrigkeit des Lippenapparates gezogen werden könnte. Legen wir sie nach diesen Beobachtungen bei ungefähr 7 (8) mm fest, so umfassen die weitröhrigen Blüten das erste sog. männliche Blühstadium, die engröhrigen aber den zweiten sog. weiblichen Zustand. Es würde dies übrigens weitgehend der Grenze entsprechen, welche P. Knuth für seine Bombophila- und Syrphophila-Blüten wählte.

V. Hummeln und Schnabelfliegen als Bestäuber der Blüten der Wasser-Schwertlilie

Was läßt sich nun bei Hummel- und bei Schnabelfliegen-Besuchen der Wasserschwertlilien-Blüten mit unterschiedlich weiten Lippenapparaten beobachten?

Bei vielen solchen Besuchen sah ich Hummeln nicht nur die weitröhrigen Blüten besuchen sondern ebenso auch in die engröhrigen eindringen und Nektar saugen, wobei es mitunter zu einem gewaltsamen Aufbrechen eines Blütenschlundes kommen kann (Abb. 2). Es ist auch zu bedenken, daß Hummeln selbst der gleichen Art recht verschiedene Körpergrößen haben können, je nachdem ob es sich noch um kleinere Arbeiterinnen früher Bruten der überwinterten Königin handelt oder um die größeren oder großen späterer Nachkommenschaft. Als „Normalfälle" könnte man jene Besuche bezeichnen, bei denen eine große Hummel in eine weitröhrige Blüte eindringt oder eine kleinere in eine engröhrige. In beiden Fällen kann Blütenstaub von der Anthere abgestreift und bei anderen, nun

aber engröhrigen Blüten auf die Narbe übertragen werden. Dagegen dürfte der Besuch einer weitrährigen Blüte durch eine kleine Hummel dieser wohl Nektar erbringen, eine Pollenübertragung aber kaum zur Folge haben.

Ungeachtet der geringeren oder weiteren Öffnung der Blüteneingänge wurden Feld-Schnabelfliegen gleichfalls auf beiden so oft nahe beieinander stehenden Blütenformen von *Iris pseudacorus* beim Blütenbesuch beobachtet. Es kann also auch hier nach meinen Beobachtungen nicht von einer Beschränkung der *Rhingia* auf engröhrige Blüten gesprochen werden. Bei der ziemlich einheitlichen, im Vergleich zu den Hummeln allgemein geringeren Körpergröße sind die Beziehungen zwischen Insekt und Blüte sehr viel einfacher aber keinesfalls im Blick auf die Blüte uneingeschränkt günstig. In der engröhrigen Blüte bestehen für die Pollenabnahme allein schon wegen des inzwischen überschrittenen sog. männlichen Blühzustandes geminderte Möglichkeiten. Sehr blütenstet kriecht *Rhingia campestris* fast möchte man sagen bedächtig von der zuerst angeflogenen und besuchten Teilblüte auf die benachbarte und die darauffolgende dritte weiter und wechselt dann oft auch noch zu einer anderen nahebei stehenden Blüte des gleichen Blütenstandes oder Stockes und zu weiter abgelegenen Blüten über, ungeachtet dessen, ob es sich um weit- oder engröhrige Blüten handelt. Ist die Schnabelfliege auf eine weitröhrige Blüte geraten, so sieht man sie zumeist sich schon in deren Eingang auf den beiden hinteren Beinpaaren aufrichten, mit den vorderen Beinen an der Anthere festhalten und nun in aller Gemächlichkeit die den Pollen freigebenden Fächer mit den löffelförmigen Endklappen (Labellen) der Rüsselspitze bearbeiten. Pollenverzehr wurde für *Rhingia campestris* ausdrücklich bereits von H. Müller (1881) bei Blütenbesuchen auf alpinen Wuchsorten festgestellt und von P. Knuth (1899) auch bei der Wasser-Schwertlilie beobachtet. Nach dem Pollenfressen begibt sich die Schnabelfliege in die Tiefe der Schwertlilien-Blütenröhre, um Nektar zu saugen. Ob bei solcher Tätigkeit aus einer weitröhrigen Blüte Pollen auf die Narbe einer später besuchten engröhrigen Blüte übertragen und zu Fremdbestäubung führen kann, sei dahingestellt.

Blütenbesuche durch Hummeln und Schnabelfliegen sind bei *Iris pseudacorus* also keinesfalls auf Blüten bestimmter Schlundweiten, die ja zum normalen Ablauf der Anthese gehören, beschränkt, sondern können durchaus auch wechselseitig stattfinden. Dies wirkt einer Aufspaltung der Art in Rassen auch im Blick auf unterschiedliche Blütenformen entgegen. So ist denn diese fast ganz auf die Feuchtgebiete unserer Tiefländer beschränkte und weit in das Mittelmeergebiet ausgreifende Pflanze bekanntermaßen in ihren Merkmalen sehr konstant.

VI. Zusammenfassung

Das Vorkommen weit- und engröhriger Lippenapparate bei den hochspezialisierten Blüten der Wasser-Schwertlilie (*Iris pseudacorus*) wurden als Züchtungserfolge der vorwiegend die Bestäubung besorgenden, in ihrer

Körpergröße stark voneinander verschiedenen Insekten, von Hummeln *(Bombus)* und Schnabelfliegen *(Rhingia)*, gedeutet. Diese Auffassung fand ihren Ausdruck in der Unterscheidung und Benennung dreier, durch die Schlundweiten der Blüten gekennzeichneten „blütenbiologischen Rassen".

Gegen diese Deutung spricht, daß in den Infloreszenzen der Wasser-Schwertlilie stets weitröhrige und engröhrige Blüten beieinander angetroffen werden und daß auf diesen Hummeln und Schnabelfliegen gleichzeitig erscheinen.

Die unterschiedlichen Weiten der Lippenapparate der Schwertlilienblüten stellen keine Anpassungen an ihre Bestäuber dar. Es sind vielmehr Durchgangszustände im Verlauf des Blühvorgangs (Anthese).

Bei vorliegender Proterandrie entsprechen die Blüten mit weitröhrigen Eingängen dem ersten sog. männlichen Zustand, die mit engröhrigen dem zweiten sog. weiblichen Stadium. Die Grenze liegt bei etwa 7 (8) mm Schlundweite.

Die Blütenbesuche von Hummeln und Schnabelfliegen auf der Wasser-Schwertlilie finden statt ohne Bevorzugung bestimmter Schlundweiten der Eingänge. Hierdurch wird einer Züchtung von Formen entgegengewirkt. Dem entspricht die große Einheitlichkeit der Spezies *Iris pseudacorus* in ihrem weiten europäisch-mediterranen Areal.

VII. Schrifttum

EBERLE, GG.: Schnabelfliegen *(Rhingia)* als leistungsfähige Bestäubungsvermittler hochentwickelter Nektarblüten (Diptera, Syrphidae). Ent. Z. **86** (12), 128—136, 1976.

KIRCHNER, O. v.: Blumen und Insekten, ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. Leipzig u. Berlin (B. G. Teubner) 1911.

KNUTH, P.: Grundriß der Blütenbiologie. Kiel u. Leipzig (Lipsius & Fischer) 1894.

— Handbuch der Blütenbiologie. II, Teil 2. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1899.

LINDNER, E. & MANNHEIMS, B.: Zur Verbreitung der Dipteren (Zweiflügler) in den Hochregionen der Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen u. -tiere **21**, 121—128, 1956.

MÜLLER, H.: Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1881.

SACK, P.: Zweiflügler oder Dipteren. In: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, begründet von F. DAHL. 20. Teil. Jena (Gust. Fischer) 1930.

TROLL, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüten. Berlin (Julius Springer) 1928.